УДК 591.522:595.384.16(47)

С. Я. Бродский

РЕЧНЫЕ РАКИ (CRUSTACEA, ASTACIDAE) СОВЕТСКОГО СОЮЗА

Сообщение IV. О времени и месте вселения евро-азиатских речных раков в пресные воды

Среди теорий происхождения «каспийской фауны» в Понтоазовском бассейне наиболее известны реликтовая (теория «убежищ каспийской фауны») и иммиграционная теории. В первом случае «каспийская фауна» рассматривается как реликт различных геологических периодов, в частности третичного периода, а семейство Astacidae — как реликт юры (Ortman, 1902) или нижнего мела — неокома (Бирштейн, Виноградов, 1934). Причиной переселения «каспийской фауны» в пресные воды считаются резкие изменения солености в Понтоаральском бассейне. Авторы реликтовой теории и ученые, поддерживающие ее (Кесслер, 1875; Fexon, 1885; Шимкевич, 1886; Гексли, 1900; Bott, 1950; Andre, 1960, Karaman M. 1962, 1963; Румянцев, 1973 и др.) считали, что астакофауна Каспия обновлялась, по крайней мере, трижды. После очередного опреснения возникала новая группа астацид, которая при новом осолонении была вынуждена искать пресноводное «убежище». При этом раки последовательно продвигались по одним и тем же миграционным путям, оттесняя вглубь материка своих предшественников. Первая «зоологическая волна» включала виды рода *Austropotamobius*, вторая — виды рода широкопалых раков (*A. astacus, A. pachypus* и *A. colchicus*)*, третья — узкопалых раков (*A. leptodactylus, A. pylzowi* и *A. kessleri*). Выход астацид из моря происходил по всему побережью. Семейство Astacidae заселило северное полушарие, а семейство Parastacidae — южное. Сторонники иммиграционной теории (Двойченко, 1925; Бирштейн, 1946; Мордухай-Болтовской, 1946, 1953, 1960; Марковский, 1955; Архангельский, Страхов, 1938; С. Я. Бродский, 1967, 1969, 1973; Беклемишев, 1923) считают последних иммигрантами из Новоэвксинского бассейна. По их мнению, в начале, в Новочерноморское время **, раки из Хвалынского бассейна по Манычскому проливу переселились в Новоэвксинский, а уже из него — в пресные воды. Таким образом, в основе этой теории лежит представление об активной иммиграции раков в новый водоем в момент сокращения ареалов до минимальных пределов (Мордухай-Болтовской, 1960).

Согласно данной теории основными резервациями, в которых «каспийцы» могли сохраниться и подготовиться к жизни в новых условиях, являлись олигогалинные водоемы разного типа: моря-озера, эстуарии, лиманы и пойменные озера, в том числе и озера реликтового типа — Челдар, Абрау и др. Особое значение придается предустьевым районам рек, авандельтам и подводным дельтам, которые рассматриваются как центры современных ареалов каспийской фауны в Понтоазовье и как основные их резервации, для которых характерно наибольшее видовое разнообразие и количественное развитие.

* Здесь названия таксонов даны соответственно с публикацией. В дальнейшем — согласно принятым в настоящее время правилам.
** Ворхнечерноморское время — 5—6 тыс. лет назад (Страхов, 1938).

Основными факторами, подтверждающими иммиграционную теорию ее авторы считают: 1) отсутствие реликтовых форм и почти полное сходство «каспийской фауны» в Каспийском и Азово-Черноморском бассейнах; 2) достаточно высокая скорость видообразования современных видов, насчитывающих по геологическим данным в среднем от 5 до 12 тыс. лет; 3) по крайней мере двухкратный обмен фаунами между Каспийским и Азово-Черноморским бассейнами, имевшим, как установлено, место в третичном (плиоцен) и новочетвертичном (Гирканский бассейн) периодах и осуществлявшимся путем миграции через Манычский пролив (Двойченко, 1925); 4) гибель фауны древнеэвксинского бассейна и другие материалы.

Древним миграционным путем, по которому речные раки и другие «каспийцы» перешли в пресноводные водоемы, считают Дунай (Шимкевич, 1886; Гексли, 1900), а для последней волны — Волгу, Дон и Кубань (Бирштейн, Виноградов, 1934; Мордухай-Болтовской, 1960 и др.). Однако утверждение Ф. Д. Мордухай-Болтовского о режиме пра-Дуная и его пред- и приустьевых пространств вызвало ряд возражений. Так, И. Г. Пидопличко и П. С. Макеев (1955) отрицают существование ледника в районе Дуная и, как его следствие, эрозию в позднем плейстоцене.

Согласно Ю. М. Марковскому (1955), деятельность ледника должна была способствовать не гибели, а лучшему выживанию фауны, поскольку за счет талых вод должно было происходить еще большее опреснение предустьевого пространства. В. И. Жадин (1933, 1952), изучавший состав и распространение моллюсков, утверждал, что бурная эрозия в межледниковую эпоху была в Днепре, но в Дунае, Днестре и Южн. Буге не наблюдалась.

Приведенные факты, а также наблюдения за каспийскими и средиземноморскими иммигрантами, существующими в настоящее время в условиях, аналогичных тем, которые должны были сложиться в древнем Дунайском заливе, дали основание А. Н. Державину (1951) высказать предположение о существовании со времен среднего плейстоцена — древнеэвксинского бассейна — сильного ядра каспийской фауны, сохранившегося до нашего времени.

Задачей нашего исследования явилось изучение формирования, биологии, экологии и поведения крупных популяций раков разных видов в природных условиях и в искусственных водоемах — аквариумах, бассейнах, прудах.

Мы сочли возможным изучать особенности адаптации раков к новым условиям обитания в течение прошедших геологических периодов наблюдая за современными популяциями речных раков, их реакцией на изменение условий внешней среды. Так, мы проследили адаптацию длиннопалых раков в Днепре, где они развивались в течение длительного периода в связи с зарегулированием его стока Каховской плотиной. При таком резком изменении условий существования часть популяции, видимо, погибает, а остальная распадается на мелкие группы, переселяющиеся на участки с более привычными условиями существования (вершины балок, притоки). В этих резервациях раки, перейдя к стайному образу жизни и питаясь преимущественно животным кормом, адаптируются к размножению весной, а не осенью, как раньше. Изменяется характер зимовки раков: вместе с самцами в спячку впадают обычно бодрствующие самки. На адаптацию к условиям Каховского водохранилища ушло три генерации, а на восстановление специфического цикла ее воспроизводства — шесть генераций. После восстановления в Днепре режима, благоприятного для раков, последние возвратились на старые биотопы и к обычному одиночно-групповому образу жизни. Однако вновь при-

обретенные адаптации к размножению и зимовке у самок сохранились. Кроме своих старых мест обитания раки заселили также биотопы с глубинами более 20 м, что во внутренних водоемах наблюдается весьма редко (Бродский, 1965).

В 1965 г. мы изучали адаптацию раков разных видов и подвидов к изменению солености воды и газового режима в водоемах. Раков Днепровско-Бугского лимана помещали в бассейны с неменяющейся и проточной водой, раков из Днепра — в искусственно приготовленную лиманную воду (4—8‰), а раков из Днестровского лимана содержали в той и другой воде. Галофилл — *Astacus (Pontastacus) pachypus* из лимана не выдерживал в пресной воде даже месяца. Уже через несколько дней он покрывался ржавыми пятнышками, затем «шубой» из гифов грибков, насквозь пронизывающих его панцирь, и вскоре погибал. *A. (P.) leptodactylus* из этого же лимана в аналогичных условиях чувствовал себя гораздо лучше, жил дольше толстопалого и даже дал потомство, которое выклюнулось из икры на несколько часов позже, чем у контрольных самок. Но личинки погибали сразу же после выклева, а самки — вскоре после него. Так же вели себя длиннопалые раки (*A. (P.) l.l.* natio *leptodactylus*) из Днепра в приготовленной лиманной воде. Белый днестровский рак (*A.* (*P.*) *l. eichwaldi* natio *bessarabicus*) из Днестровского лимана, живущий в условиях постоянно меняющейся солености, чувствовал себя и в лиманной и в пресной воде лучше этих двух раков. Он выжил и дал потомство, которое удалось даже подращивать.

Опыты по изучению газообмена у длиннопалого рака показали, что последний весьма требователен к содержанию кислорода, но реагирует он не столько на количество кислорода, сколько на его колебания в воде и на неизменность состава воды. В зависимости от условий отношение раков к кислороду может изменяться. Наши опыты, как и в свое время опыты А. Л. Лебединцева, показали, что в респираторе, где кислород расходуется постепенно и преимущественно на дыхание, а состав воды практически не изменяется, рак длительное время выживает даже при содержании в воде 0,6 мг/л O_2*. При резком же снижении количества кислорода рак вначале проявляет беспокойство, усиленно бродит по дну, а затем — в страхе начинает метаться по аквариуму, пытаясь любым путем покинуть его: забирается на камни, цепляется за стебли растений у поверхности воды или, всплыв, ложится плашмя на растения (если они выдерживают тяжесть его тела) и по нескольку часов остается на них.

Результаты проведенных нами опытов подтверждают имеющиеся литературные данные по изучению газообмена (Kalmus, 1930; Jordan, Guttard, 1938; Винберг, 1950; Gottwald, 1954; Heinemann, 1964 и др.), солености (неопубликованные данные Королевой), а также эколого-физиологических (Цукерзис, 1970) компонентов состава гемолимфы (Бродский, Балахнин, Романов, 1975). Они же свидетельствуют о том, что современные астациды неодинаково адаптированы к освоению среды существования. Более эвритермный, эврифотичный, эвриоксибионтный, полиморфный длиннопалый рак приспособлен лучше широкопалого и вследствие этого — занимает более широкий ареал.

Таким образом, нам удалось проследить несколько моментов поведения раков в резко меняющихся условиях естественного водоема и предположительно реконструировать одну из картин, которая могла иметь место в периоды формирования рассмотренных видов в природных водоемах. Нам также удалось показать, что длиннопалые раки подчиняются общим закономерностям динамики численности гидробионтов. При

* 0,4 мг/л O_2 (Лебединцев, 1913 — по Цукерзису) и 0,59 мг/л O_2 (Цукерзис, 1970).

изменении условий обитания они формируют популяции за счет аборигенной фауны маточных водоемов, используя «стандартные» приемы гидробионтов.

Вполне допустимо предполагать, что предки современных астацид обладали сходными адаптивными свойствами, которые у них возникли не сразу, а выработались в результате длительного существования в переменных условиях внешней среды. Следовательно, адаптирование раков к обитанию в пресноводных водоемах должно было проходить в медленно изменяющихся условиях. Таким водоемом в раннем голоцене был Новоэвксинский бассейн, существовавший еще 13 тыс. лет тому назад (Бруевич, 1939). Он имел соленость 6—7‰, благоприятный газовый режим, участки с различной степенью солености воды и другие условия, необходимые для жизни астацид. Фауна Новоэвксина походила на фауну мелководий (глубины до 15—20 м) современного Северного Каспия, с которым в свое время его соединял Манычский пролив. Особенно важное значение для речных раков (и остальных «каспийцев») имел северо-западный эстуарий, образовавшийся в начале новоэвксинской эпохи. Он представлял собой объединенную дельту Дуная, Днестра, Днепра и Южн. Буга, вливавшуюся в море, примерно, на современной отметке 75—100 м и просуществовал почти до конца этой эпохи *. Новоэвксинский бассейн с его северо-западным эстуарием, видимо, и оказался для астацид такой резервацией, в которой происходило закрепление имеющихся (способность жить в условиях изменяющейся солености) и формирование новых приспособлений для жизни в пресной воде, в частности, против ядовитого действия хлоридов и одновалентных катионов.

Причиной активной миграции пресноводных или солоноводных животных в новые водоемы, как уже указывалось, являлось прогрессирующее осолонение, сократившее ареалы астацид до предела, грозящего видам гибелью. Оно и вынудило астацид мигрировать из Хвалынского бассейна через Манычский пролив и Новоэвксинский бассейн в реки. К моменту переселения раков фауна Новоэвксинского бассейна была еще немногочисленна (Мордухай-Болтовской, 1960), и потому раки смогли захватить более благоприятные биотопы, в том числе и эстуарии.

Отсутствие ископаемых остатков исключает возможность точного определения сроков и продолжительности пребывания раков в своей резервации. Однако есть косвенные факторы, указывающие на то, что в Новоэвксине астацидам пришлось прожить всю новоэвксинскую эпоху, ибо на протяжении ее происходило формирование морфометрии, гидрологического и газового режимов современных рек: образование русел, расчленение на медиаль и рипаль (Жадин, 1946) и т. д.

Ключ к пониманию того, как в одном водоеме одновременно могли разместиться несколько видов и форм астацид, дает анализ заселения раками современных водоемов. Совместное обитание нескольких таксонов астацид (видов, подвидов, рас) явление весьма распространенное у большинства современных родов семейств Astacidae и Parastacidae. Например, в Шацких озерах, Днепре, многих водоемах Украины, Белоруссии и Прибалтики широкопалый рак обитает с одной или несколькими расами длиннопалого рака, в Днепровско-Бугском лимане толстопалый рак с обыкновенным длиннопалым (*A.* (*P.*) *l. leptodactylus*), а в Каспийском море — с каспийским длиннопалым (*A.* (*P.*) *l. eichwaldi* natio *eichwaldi*), в Югославии в р. Крке и Цетине—итальянский и каменный, в ДВК в заливе Петра Великого рак Шренка (*Cambaroides schrenckii*) встречается вместе с даурским (*C. dauricus*), а в Амурском лима-

* Подобные же эстуарии имелись также в Хвалынском, Понтоазовском и других бассейнах, например, у впадения Дона и Кубани, Волги, Урала.

не — с раком Кожевникова (*C. d. koshewnikowi*), в США в водоемах штата Луизиана — красный и белый прокамбарусы (*Procambarus clarki* и *P. blandingi acutus*) и т. д. В Польше в озерах Лоби (Kossakowski, 1966) и Черном (Гаевский, Терлецкий, 1956) обитают раки трех видов: *A. astacus, A. (P.) leptodactylus* и *Orconectes limosus*. В оз. Манта (бассейн р. Прут) обитают сразу пять рас всех трех подвидов длиннопалого рака.

Таким образом, в конце новоэвксинской эпохи (возможно немного позже) создались все необходимые условия для перехода астацид и других «каспийцев» в реки. С одной стороны, появились водоемы, пригодные для жизни, с другой — появились виды, способные жить в таких водоемах и испытывающие потребность в жизненном пространстве. Так как в пресноводных водоемах речных раков еще не было, то, чтобы они появились, нужен был толчок, который вынудил бы новоэвксинскую фауну к активной миграции в пресноводные водоемы.

Этим толчком (наряду с другими факторами) явилось осолонение Новоэвксинского бассейна, приведшее к формированию Древнечерноморского бассейна. Осолонение вынудило астацид, адаптированных к обитанию в пресных водах, войти в реки. Сходство фаун Арало-Каспийского и Понтоазиатского бассейнов не исключает возможности возвращения некоторых астацид обратно в Каспий. Однако видовое разнообразие и современное распространение астацид в пресноводных водоемах показывает, что первый путь оказался более предпочтительным. Есть все основания считать, что переход раков в пресные воды произошел в голоцене несколькими этапами. Материалы, приведенные в этом и последующем сообщениях, подтверждают мнение о том, что переселение раков из Хвалынского в Новоэвксинский бассейн происходило в такой же последовательности, как из моря в реки.

Для вселения раков в пресные воды имели значение следующие моменты: 1) физиологическая и экологическая адаптация к жизни в опресненных водах; 2) постоянное мутирование, приведшее к созданию форм, приспособленных к жизни в пресной воде; 3) стремление вида к расширению своего жизненного пространства (ареала) до максимальных пределов; 4) переселение в биотопы, наиболее удаленные от опасных мест; 5) «иммигрантская природа» раков, выражающаяся в способности расселяться против течения.

ЛИТЕРАТУРА*

Архангельский А. Д., Страхов Н. М. Геологическое строение и история развития Черного моря. М., изд. Геол. ин-та АН СССР, 1938.

Беклемишев А. Н. К вопросу о речных Peracaridae Понтокаспийского бассейна.— Рус. гидробиол. журн., 1923, 2, № 11—12, с. 213—218.

Бирштейн Я. А. Заметки о географическом распространении понтокаспийских бокоплавов.— Бюлл. МОИП, 1946, 51, № 3, с. 39—51.

Бродский С. Я. Речные раки (Crustacea, Astacidae) Советского Союза. Сообщение I.— Вестн. зоол., 1973, № 4, с. 49—53.

Бродский С. Я., Балахнин И. А., Романов Л. М. Генетический анализ популяционной структуры речных раков из водоемов УССР.— Генетика, 1975, 11, № 4, с. 63—68.

Бруевич С. В. Возраст современного озерного периода Каспия и метаморфизация солей речного стока в море.— ДАН СССР, 1939, 23, № 7, с. 694—697.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных.— Журн. общ. биол., 1950, 11, № 5, с. 371—385.

Гексли Т. Рак. М., 1900. 272 с.

* Работы, указанные в сообщениях I, II и III (Вестник зоологии, 1973, № 4 и 1974, № 4, № 6), здесь не приводятся.

Державин А. И. *Очерк истории фауны Каспия и пресных водоемов Азербайджана.* В кн.: «Животный мир Азербайджана», Баку, 1951, с. 34—83.
Двойченко П. Геологическая история Крыма.— Зап. Крым. о-ва естествоиспыт., в. VIII, 1925. 170 с.
Жадин В. И. Пресноводные моллюски СССР. Л., Ленсанаптехиздат, 1933. 232 с.
Жадин В. И. Проблема генезиса фауны внутренних водоемов.— Зоол. журн., 1946, 25, вып. 5, с. 385—395.
Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.—Л., АН СССР, 1952. 376 с.
Лебёдинцев А. Л. Отношение раков к кислороду.— Вестн. рыбн. пром., 1913, № 1.
Марковской Ю. М. Фауна беспозвоночных низовий рек Украины. К., 1955. Ч. III. Водоемы Килийской дельты Дуная. 279 с.
Мордухай-Болтовской Ф. Д. К вопросу о происхождении Каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне.— Зоол. журн., 1946, 25, вып. 3, с. 411—426.
Мордухай-Болтовской Ф. Д. Экология каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне.— Зоол. журн., 1953, 32, в. 2, с. 203—212.
Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.—Л., 1960. 288 с.
Пидопличко И. Г., Макеев П. С. О климатах и ландшафтах прошлого, вып. 2. К., изд-во АН УССР, 1955. 175 с.
Румянцев В. Д. К вопросу о происхождении и зоогеографическом распространении современных Astacidae. (Тезисы). В кн.: Отчетная сессия КаспНИРХ за 1972 г. Астрахань, 1973, с. 79—82.
Шимкевич В. М. К распознанию рода Astacus.— Изв. о-ва любит. естествозн. и этнографии. М., 1886, с.
Jordan H., Guttard J. Die Regulierung der Atmung bei Astacus fluviatilis.— Proc. Koninkl. Niederland, Akad. von Wettensch, 1938, 41, s. 1—9.
Kalmus H. 1930. Untersuchungen über die Atmung des Fluskrebses Potamobius astacus Leach.— Z. vergl. Physiol., 1930, 12, 5, s. 725—759.
Gottwald S. Badania nad zapotrzebowaniem tlenu przez raki.— Gospodarka rybna, 1954, N 4, s. 12—13.
Heinemann F. 1964. Der Gewebestoffwechsel einheimischer Decapoden und seine Beteutung für ihre Biologie und Okologie.— Zool. Jahrb., Abh. 1, 1964, 71, N 1, p. 89—116.
Fexon W. A Rewision of the Astacidae.— Mem. Mus. Cambridge, 1885, 10, p. 186.
Ortmann A. The Geographical Distribution of Freshwater Decapods and its Bearing upor Ancient Geographie.— Proc. Amer. Philos. Soc., 1902, 41, p. 267—400.

Украинский н.-и. институт
рыбного хозяйства

Поступила в редакцию
10.VIII 1973 г.

S. Ja. Brodskij

CRAWFISHES (CRUSTACEA, ASTACIDAE) OF THE SOVIET UNION COMMUNICATION

IV. On Time and Place of Settling the Euro-Asian Crawfish Species into Fresh Waters

Summary

The observations of crawfish behaviour were carried out in artificial water bodies with varying existence conditions. Migration of the western-palearctic Astacidae species to fresh waters in the Ancient Old Pontian Black sea epoch is substantiated. The immigration theory of the «Caspian fauna» origin (including Astacidae) in the Pontoazovian area is confirmed.

Ukrainian Research Institute
of Fishery